Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 1—3

Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten des Karakal, *Caracal caracal* (Schreber, 1776) (Mammalia, Carnivora, Felidae)

von

GUSTAV PETERS

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Der Karakal ist eine heute in weiten Teilen seines Verbreitungsgebietes seltene (s. u. a. Harrison 1968, Schaller 1972, Rosevear 1974, Roberts 1977, Ansell 1978, Heptner & Sludskij 1980, Osborn & Helmy 1980), regional aber anscheinend noch recht häufige Felidenart (Rautenbach et al. 1979, Stuart 1981). Er ist ziemlich scheu und überwiegend nachtaktiv, und entsprechend wenig ist über seine Lebensweise bekannt (Rosevear 1974); Freilandbeobachtungen beschränken sich auf vereinzelte kurze, zufällige Begegnungen mit diesen Tieren, gezielte Verhaltensuntersuchungen an in Gefangenschaft lebenden Karakals wurden bisher nicht durchgeführt. So sind auch die Literaturangaben zur Lautgebung dieser Art spärlich; sie gehen überwiegend auf Zufallsbeobachtungen an in Menschenobhut gehaltenen Tieren zurück. Eine Reihe von Autoren betont ausdrücklich, daß Karakals im Vergleich zu anderen Feliden auffallend wenig rufen und fast nur agonistische Laute wie Fauchen, Spucken oder Knurren äußern (Reschke 1960, Denis 1964, Smithers 1971, Rosevear 1974, Guggisberg 1975, Stuart 1981) — eine Feststellung, die sich in dieser Form schon bei Brehm (1915) findet. Daneben sind im Schrifttum aber auch andere Lautformen des Karakal erwähnt, wenngleich die gegebenen Beschreibungen nicht immer sicher zu deuten sind (Denis 1964, Kralik 1967, Krishne Gowda 1967, Smithers 1971, Guggisberg 1975, Stuart 1981). Kingdon (1977: 337) geht angesichts seiner Feststellung ,,The feline vocabulary of miaows, growls and spitting hisses is present and loud coughing calls have been heard during the mating season'' offensichtlich davon aus, daß der Karakal in seinem Lautgebungsverhalten dem anderer Feliden entspricht.

Mit Ausnahme von Reschke (1960) nennen alle zitierten Autoren keine exakten Strukturmerkmale der erwähnten Lautformen und beschränken sich auf allgemeine Umschreibungen. Aufgabe der vorliegenden Publikation ist es, die Lautäußerungen dieser Art anhand spektographischer Auswertungen eindeutig in ihrem Aufbau sowie in ihren Funktionsbezügen zu charakterisieren und damit einen Beitrag zur Kenntnis der Verhaltensbiologie des Karakal zu leisten. Zusätzlich sind einige Beobachtungen zur Lautgebung von Jungtieren berücksichtigt. Abschließend werden das Lautrepertoire dieser Art und die

Struktur ihrer Lautformen mit denjenigen anderer Feliden verglichen und in ihrem taxonomischen Aussagewert diskutiert.

Material und Methoden

Alle Beobachtungen und Tonbandaufnahmen, die dieser Untersuchung zugrundeliegen, wurden in zoologischen Gärten gemacht. An anderer Stelle (Peters 1978) habe ich eingehend dargelegt, daß bei Säugern eine wesentliche Veränderung des physikalischen Aufbaus der artspezifischen Lautformen durch die Gefangenschaftshaltung mit großer Sicherheit auszuschließen ist, die hier beschriebenen Lautäußerungen also als typisch für den Karakal anzusehen sind (vgl. auch Ehret 1980). Zudem ist eine anhaltende Beobachtung des Lautgebungsverhaltens dieser Art sowie eine Tonbandaufzeichnung ihrer Lautäußerungen in für die spektographische Auswertung geeigneter Qualität im Freiland kaum möglich, bei Lautformen geringer Intensität wohl nahezu ausgeschlossen.

Aufgrund der Haltungsbedingungen der Karakals in den besuchten Zoos mußten nahezu alle Tonbandaufnahmen in geschlossenen Räumen erfolgen. Wegen des dabei auftretenden Halls ergeben sich einige strukturelle Veränderungen des Lautbildes im Spektrogramm, die ich jedoch durch einen möglichst geringen Aufnahmeabstand zum rufenden Tier klein zu halten versucht habe. Diese Veränderungen sind bei der Einzelbesprechung der jeweiligen Lautform erwähnt; in den Abbildungen sind Lautspektrogramme von solchen Lauten, die in einem geschlossenen Raum aufgezeichnet wurden, mit ‚(I)' gekennzeichnet.

Tabelle 1: Anzahl analysierter Lautäußerungen des Karakal

Altersstufe	Lauttyp	Anzahl	Individuen
juvenil	Mauzen	23	? (mindestens 3, höchstens 7)
adult	Mauzen	26	3 ♀
	Gurren	33	3 ♀, 1 ♂
	Knurren	2	1 ♀
	Fauchen	3	1 ♀
	wah-wah	12	1 ♀, 1 ♂

Tabelle 2: Tonbandaufzeichnung von Lautäußerungen juveniler Karakals

Anzahl Jungtiere	Ort	Aufnahmezeitraum
3	Zoo Berlin	1.—3. Lebenstag
2	Wilhelma, Stuttgart	4 aufeinanderfolgende Tage in der 7. Lebenswoche
2	Zoo Rotterdam	2 aufeinanderfolgende Tage in der 7. Lebenswoche

Für diese Veröffentlichung wurden Lautäußerungen von 3 adulten Karakal-♀, 1 adulten ♂ sowie von mehreren Jungtieren unterschiedlichen Alters, deren Geschlecht nicht bekannt ist, ausgewertet (Tab. 1, 2). Da eine Störung der Jungenaufzucht durch die Tonbandaufnahmen vermieden werden mußte, wurden die Lautäußerungen über ein fest in der Wurfbox installiertes Mikrophon ohne Sicht auf die rufenden Tiere aufgezeichnet, so daß anhand der Aufnahmen keine Zuordnung der Rufe zu den einzelnen Individuen möglich ist und auch nicht zu bestimmen ist, die Stimmen wievieler Jungtiere auf Band vorliegen.

Weitere adulte Karakals konnte ich über unterschiedlich lange Zeiträume hin beobachten, von ihnen allerdings keine Lautäußerungen aufzeichnen. Von anderen Jungtieren als den in Tab. 2 aufgeführten, auch von älteren, vernahm ich nie Lautäußerungen. Das anschließend beschriebene Lautrepertoire des Karakal umfaßt nicht alle Lautformen dieser Art, besonders Jungtiere haben mehr als hier analysiert, insofern ist diese Darstellung also vorläufig. Alle Angaben zu Funktion und Auslösung eines bestimmten Lauttyps betreffen ausschließlich diejenigen Verhaltenszusammenhänge, in denen er im Verlauf dieser Untersuchung auftrat, sind wahrscheinlich nicht umfassend und sicher auch durch die Haltung der Tiere in Menschenobhut beeinflußt.

Tonaufzeichnungsausrüstung und -technik sowie die Auswertungsgeräte und -verfahren entsprechen denen in einer früheren Veröffentlichung (Peters 1978). Die einzelnen Lautformen wurden je nach den entscheidenden Strukturparametern mit einer oder zwei der folgenden drei Analyse-Stellungen ausgewertet: normal/WB (300 Hz), normal/NB (50 Hz), contour/WB (300 Hz); alle abgebildeten Lautspektrogramme sind in der erstgenannten Darstellungsweise. Die Pulswiederholungsrate ist nach der von Scoville & Gottlieb (1978) angeführten Methode B berechnet, die übrigen ausgewerteten Strukturparameter entsprechen denen in Peters (1978). Bei allen Strukturparametern ist jeweils nur der kleinste und größte gemessene Wert angegeben, die Messungen für alle Individuen sind zusammengefaßt. Dieses Vorgehen erscheint insofern gerechtfertigt, als bei einer Lautform, für die jeweils eine größere Anzahl ($N \geqq 10$) von Aufnahmen zweier Tiere vorlag, in einigen Parametern signifikante Unterschiede zwischen den Individuen bestehen. Daher ist die Berechnung des Mittelwerts und weiterer damit zusammenhängender statistischer Größen aufgrund aller vorliegenden Meßwerte aus den Lauten verschiedener Individuen nicht sinnvoll, ebensowenig getrennt für jedes Individuum mit sehr unterschiedlicher Anzahl von analysierten Lauten, da so gewonnene Werte wenig aussagefähig sind. Mittelwert und Standardabweichung sind nur für solche Strukturmerkmale eines Lauttyps e i n e s Individuums berechnet, für die Meßwerte von $N \geqq 10$ Lauten dieses Tieres vorlagen.

Ergebnisse

Die bisher anhand spektrographischer Auswertung identifizierten Lautformen des Karakal sind anschließend einzeln aufgeführt und in ihrer Struktur und Funktion erläutert. Diese Form der Darstellung und der deutlich verschiedene Aufbau der Lauttypen lassen jedoch nicht den Schluß zu, daß das Lautrepertoire des Karakal sich nur aus diskreten Lautäußerungen (Klingholz & Meynhardt 1979) zusammensetzt und keine Übergänge zwischen den einzelnen Lautformen existieren. Diese sind zwar bisher mit Tonbandaufnahmen nicht belegt, zwischen den verschiedenen agonistischen Lauten konnte ich sie aber in vielfältiger Form beobachten; ebenso kommen Mischformen zwischen Gurren und Mauzen vor, solche zwischen weiteren Lauttypen erscheinen mög-

lich. Eine gesicherte Aussage hierzu ist erst auf der Grundlage eines wesentlich reicheren Aufnahmematerials als des vorliegenden möglich.

Die im Schrifttum mehrfach hervorgehobene geringe Lautäußerungsaktivität des Karakal kann ich aufgrund eigener Beobachtungen bestätigen. Wie auch bei anderen Feliden bestehen hierin aber große individuelle Unterschiede, so daß man von einigen Karakals relativ häufig Lautäußerungen verneh-

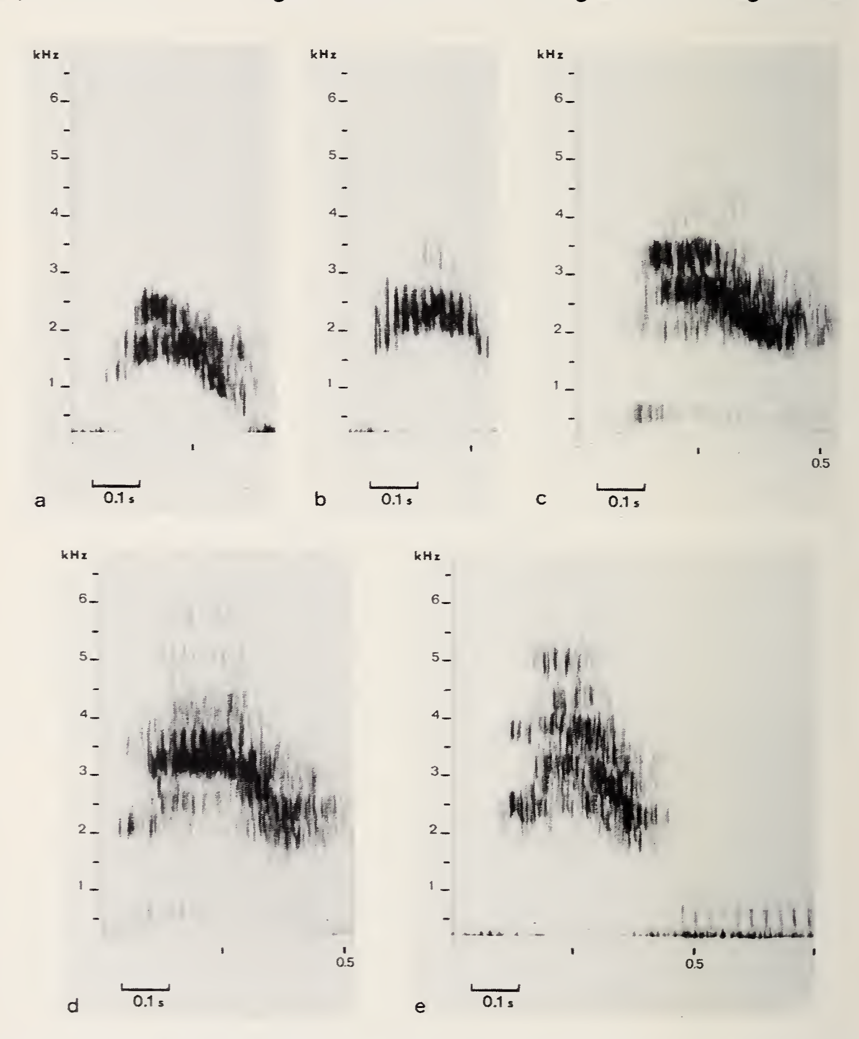


Abb. 1: Mauzen adulter Karakals. — a, b: ♀ H, Zoo Rotterdam (I); c—e: ♀ M, Wilhelma, Stuttgart (I). — An den Mauzlaut in e ist direkt anschließend ein Gurrlaut gekoppelt. In den Mauzern beider ♀ ist stellenweise eine rhythmische Amplitudenmodulation ausgebildet. Beide Tiere unterscheiden sich in den Frequenzanteilen maximaler Intensität im Rufaufbau; diese zeigen eine deutliche zeitliche Veränderung im Lautverlauf.

men kann, von anderen dagegen auch über längere Beobachtungszeiträume hin keine — wenn man einmal von agonistischen Lauten wie Fauchen, Spucken u. ä. absieht. Entscheidend für die Lautgebungsaktivität ist der Verhaltenszusammenhang; so rufen Karakal-♀ mit Jungen, wie bei anderen Feliden auch, recht häufig. Es erscheint daher nicht zulässig, diese Art generell als weniger ruffreudig als andere Feliden anzusehen oder gar zu folgern, bei ihr spiele die lautliche Verständigung eine untergeordnete Rolle.

Mauzen (Abb. 1 a—e)

Allgemeine Beschreibung: kurzer Ruf unterschiedlicher Intensität; heller und rauher im Klang als entsprechende Laute der Hauskatze; Intensität im Rufverlauf meist gleichbleibend, setzt gleich mit voller Lautstärke ein und bricht ebenso abrupt wieder ab; Tonhöhenveränderung während des Rufes, zum Lautende hin meist Tonhöhenabfall. — Funktionszusammenhang: Formen geringer Intensität als Kontaktlaut im Nahbereich, im wesentlichen von ♀ gegenüber Jungen; mit gesteigerter Lautstärke auch zur Aufrechterhaltung und/oder (Wieder-)Herstellung des Kontaktes über größere Distanz zwischen adulten Tieren sowie ♀ und ihren Jungen; Auslösung von Mauzlauten durch gleichen Laut adulter Artgenossen oder von Jungtieren, im zweiten Fall besonders bei Trennung von Jungen bei Fortdauer der Situation mit zunehmender Rufintensität; wahrscheinlich bisweilen spontanes Rufen einzeln gehaltener Tiere. — Struktureigenschaften: Lautdauer 0.17—0.48 s, Frequenzbereich 0.2 bis über 7 kHz, Hauptanteile 1.5—4 kHz; breites, geräuschhaft verwischtes Hauptfrequenzband läßt stellenweise einzelne Formanten erkennen; einige Laute mit rhythmischer Amplitudenmodulation von ca. 50 pro s; Individuen unterscheiden sich wahrscheinlich hinsichtlich Frequenzanteilen größter Amplitude und eventuell auch in Tonhöhenveränderung während des Rufes; Grundton nur sehr schwach ausgebildet; Dauer und Verlauf des Hauptfrequenzbandes durch Halleffekt im Spektrogramm wahrscheinlich leicht modifiziert. Ohne weitere Einzelheiten führt Tembrock (1963) in einer tabellarischen Zusammenstellung zur Lautgebung von Säugetieren den Hauptfrequenzbereich des Mauzens eines Karakal-♂ mit 1280—1808 Hz an, was den hier gefundenen Werten nahekommt.

Gurren (Abb. 2 a—d)

Allgemeine Beschreibung: kurzer, geräuschhafter Laut geringer Intensität mit sehr kurzphasiger, rhythmischer Amplitudenmodulation, klingt wie weich rollendes „rrrrr", ähnlich dem staccato-Anteil im Gurren von Tauben; keine Tonhöhenveränderung im Lautverlauf; tritt häufig gekoppelt und/oder überlagert mit Mauzlauten auf, meist auch mit Mauzlauten in Lautserien. — Funktionszusammenhang: Lautäußerung bei freundlichem Nahkontakt, je nach Situation Funktion als Stimmfühlungs-, Begrüßungs-, Beruhigungs- (‚reassurance'), Beschwichtigungs- (‚appeasement') und wohl

auch Locklaut, hauptsächlich von ♀ gegenüber den Jungtieren und zwischen den Partnern eines Paares; während bestimmter Phasen der Jungenaufzucht haben ♀ eine recht hohe spontane Artikulationsrate von Gurren (und Mauzen); bisher nicht als Antwort auf Gurrlaut eines Artgenossen beobachtet. — Struktureigenschaften: Lautdauer 0.12—0.55 s, Anzahl von Einzelpulsen im Gurren 5—19, Pulswiederholungsrate 31.3—45.2 pro s, Dauer

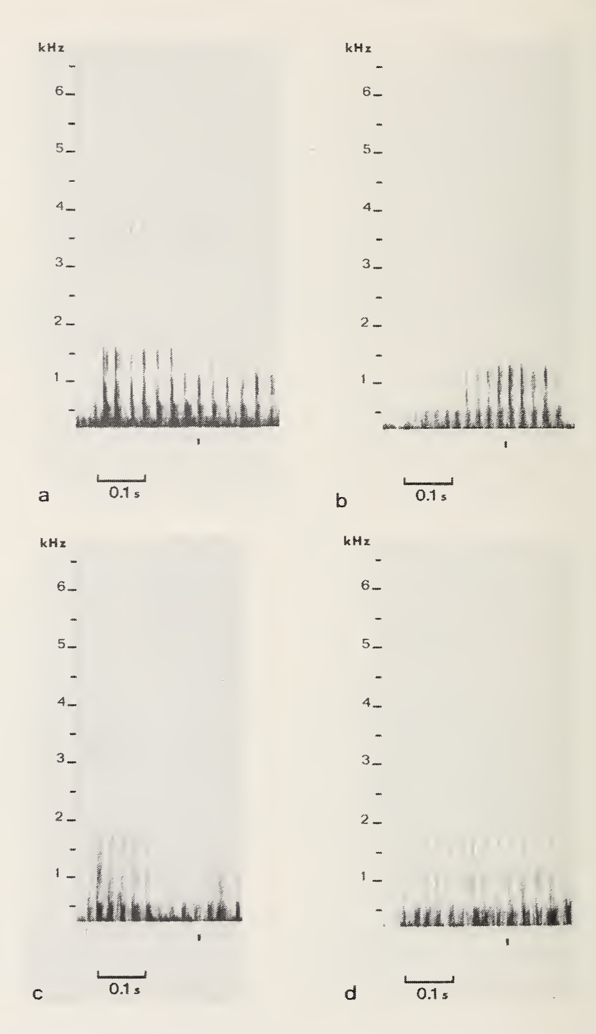


Abb. 2: Gurren adulter Karakals. — a: ♀ H, Zoo Rotterdam (I); b: ♂ D, Zoo Duisburg; c, d: ♀ S, Zoo Berlin (I). — Einzelheiten zum Lautaufbau finden sich im Text. Der im Gurren aller drei Individuen auftretende Intensitätsabfall zwischen 2 und 3 kHz ist sehr wahrscheinlich typisch für diese Lautform und tritt in ähnlicher Form auch in dem entsprechenden Laut anderer Felidenarten auf.

der Einzelpulse im Gurren 0.005—0.015 s, Dauer der Intervalle zwischen den Pulsen 0.01—0.025 s, Frequenzbereich 0.1—6 kHz, Hauptanteile unterhalb 2 kHz, Anteile größter Amplitude 0.3—1 kHz.

Vom Gurren zweier ♀ liegen genügend Aufnahmen für eine statistische Auswertung vor. Die Meßwerte für die Laute (N = 13) des ♀ S sind: Lautdauer 0.12—0.43 s ($\bar{x}$ = 0.26, SD = 0.1066), Anzahl Einzelpulse 5—17 ($\bar{x}$ = 10.2, SD = 4.25), Pulswiederholungsrate 33.3—42.6 pro s ($\bar{x}$ = 37.5, SD = 2.46); die entsprechenden Werte für die Gurrlaute des ♀ M (N = 13): 0.27—0.48 s ($\bar{x}$ = 0.368, SD = 0.0699), 8—16 ($\bar{x}$ = 12.2, SD = 2.28), 31.3—32.6 pro s ($\bar{x}$ = 32.1, SD = 0.47). Die zeitliche Auflösung des Lautspektrographen und die Meßgenauigkeit anhand der Sonagramme sind nicht ausreichend, um Unterschiede in der Dauer der Einzelpulse im Gurren sowie der der Intervalle zwischen ihnen zwischen diesen beiden Individuen abzusichern. Diese beiden Merkmale sind außerdem wahrscheinlich durch den Halleffekt etwas verändert; wie ein Vergleich mit Abb. 2b, die einen in einem Freigehege aufgenommenen Laut darstellt, verdeutlicht, treten jedoch keine wesentlichen Veränderungen auf. In der Frequenzzusammensetzung des Gurrens und der relativen Intensitätsverteilung innerhalb seines Spektrums ist kein Unterschied zwischen diesen beiden ♀ festzustellen; diese Merkmale sind bei allen 4 Individuen, von denen Aufnahmen dieser Lautform vorliegen, gleich ausgebildet. Das Fehlen höherer Frequenzanteile in Abb. 2c und d ist aufnahmetechnisch bedingt.

Signifikante Unterschiede weist das Gurren dieser beiden ♀ jedoch hinsichtlich der Pulswiederholungsrate auf ($p < 0.001$, t-Test nach Student). Wegen des vorher erläuterten Sachverhaltes ist es nicht möglich zu entscheiden, ob dies auf unterschiedlicher Dauer der Einzelpulse oder der der Intervalle zwischen ihnen bei beiden Tieren beruht oder beide Merkmale dazu beitragen. Der Unterschied zwischen den Gurrlauten beider ♀ hinsichtlich der Anzahl der Einzelpulse ist nicht signifikant, der in der Lautdauer hingegen ist es ($p < 0.01$). Entsprechende individuelle Unterschiede lassen sich auch zwischen den Gurrlauten anderer Feliden nachweisen; auf der Grundlage ähnlich umfangreichen Aufnahmematerials konnte ich sie beim Serval (*Leptailurus serval*) und der afrikanischen Goldkatze (*Profelis aurata*) bestätigen.

Eine dem Gurren des Karakal homologe Lautäußerung mit weitgehend gleichem Aufbau ist von einer Reihe anderer Feliden bekannt (Reschke 1960, Tembrock 1970); nähere Angaben zur Struktur der entsprechenden Lautform der Hauskatze finden sich bei Härtel (1975), für den Puma (*Puma concolor*) bei Peters (1978). Sehr wahrscheinlich handelt es sich bei der von Smithers (1971) mit „pr-purrr-kaaaaa" lautmalend umschriebenen Stimmäußerung des Karakal um ein Gurren, an das direkt anschließend ein Mauzlaut gekoppelt ist. Trotz der Verwendung von ‚purr' (Schnurren) in dieser Lautkombination erscheint diese Deutung gerechtfertigt, da Gurren und Mauzen häufig gekop-

pelt auftreten und für den geschilderten Verhaltenszusammenhang beide Lautformen typisch sind. Aufgrund ihrer klanglichen Ähnlichkeit werden Gurren und Schnurren in der englischsprachigen Literatur begrifflich häufig nicht eindeutig getrennt (vgl. u.a. Hulley 1976), obgleich sie sich strukturell deutlich unterscheiden und somit eigenständige Lauttypen darstellen (Peters 1981).

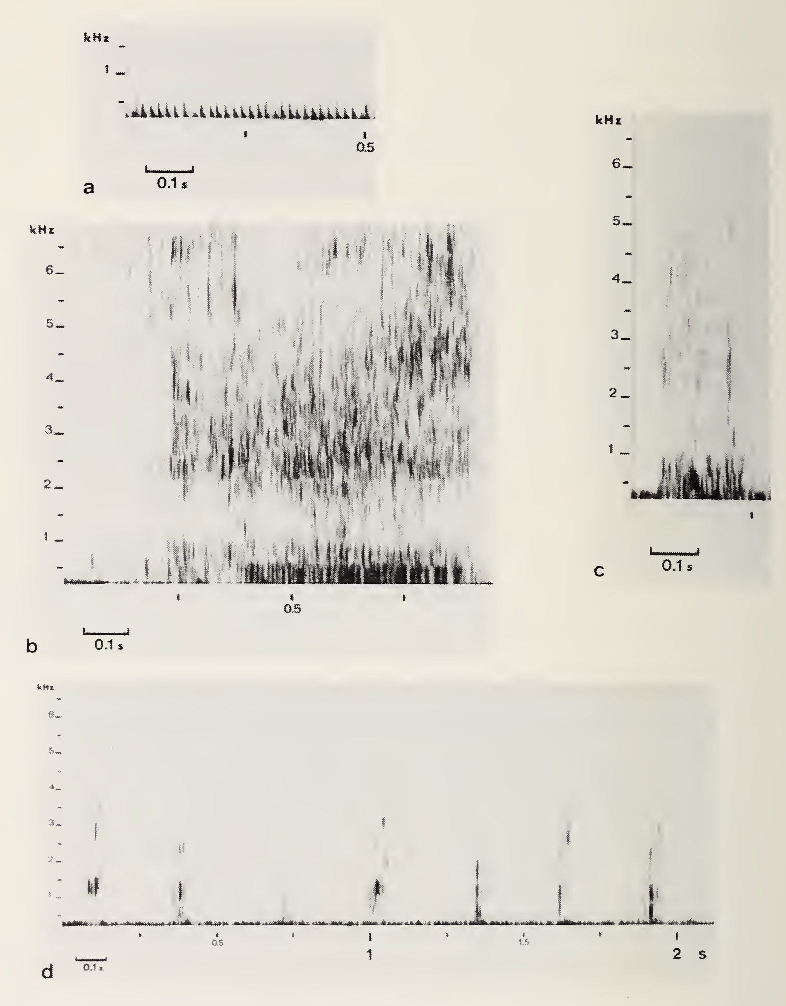


Abb. 3: Agonistische Lautformen adulter Karakals und wah-wah-Laut. — a: Knurren, ♀ H, Zoo Rotterdam (I); b, c: Fauchen, ♀ H, Zoo Rotterdam (I); d: wah-wah-Laut, ♀ R, Zoo Duisburg (I). — Knurr- und Fauchlaute variieren stark in ihrer Dauer; Knurren ist meist erheblich länger anhaltend als das hier gezeigte Beispiel. Der wah-wah-Laut tritt nicht nur, wie hier abgebildet, in Serien mit ziemlich regelmäßiger Reihung der Einzellaute auf, sondern auch einzeln. Der Aufbau dieser Lautform variiert erheblich.

Knurren (Abb. 3a)

Allgemeine Beschreibung: Lautäußerung geringer bis mittlerer Intensität von variabler Dauer, oft ziemlich lange anhaltend; klanglich dem entsprechenden Laut der Hauskatze sehr ähnlich, wie tief grollendes „rrrrr"; rhythmische Amplitudenmodulation ist wechselnd deutlich ausgeprägt; bisweilen treten tonale Anteile mit Frequenzmodulation auf. — Funktionszusammenhang: während Droh- und Kampfverhalten, zeigt zunehmende Angriffsbereitschaft des lautäußernden Tieres an, entsprechend der Hauskatze (Leyhausen 1979: 252). — Struktureigenschaften: Lautdauer 0.52—0.57 s, Anzahl Einzelpulse 31—35, Pulswiederholungsrate 57.7—61.4 pro s, Frequenzbereich im wesentlichen unterhalb 1 kHz. Aufgrund des sehr beschränkten Aufnahmematerials spiegeln die beiden ersten Werte natürlich nicht die volle Variationsbreite dieser Lautform des Karakal wider, die beiden letzten dürften dagegen typisch für diesen Laut sein. Die hier gefundene Dauer der Einzelpulse von 0.01—0.015 s ist wahrscheinlich kennzeichnend für diesen Lauttyp, ebenso wie die intensivsten Frequenzanteile unterhalb 0.5 kHz.

Reschke (1960) wertete zwei Knurrlaute oszillographisch aus und gibt die Hauptanteile mit 300—1200 Hz an, was allerdings im Widerspruch zu dem abgebildeten Oszillogramm steht, das die größte Amplitude in diesem Laut etwa zwischen 0.1 und 0.6 kHz aufweist. Der längere der beiden von ihr analysierten Knurrlaute dauert 9 s, die Pulswiederholungsrate beträgt ca. 70 pro s; Frequenzanteile sind bis zu 4 kHz nachweisbar. Die im Vergleich mit den für diese Untersuchung analysierten Lauten erheblich höheren Frequenzanteile sind wahrscheinlich durch einen geringeren Aufnahmeabstand und/oder mehr tonale Anteile in dem von Reschke ausgewerteten Knurren bedingt. Die von ihr ermittelte Pulswiederholungsrate deutet darauf hin, daß diese Lautform des Karakal auch in diesem Merkmal eine größere Varianz aufweist als hier gemessen.

Fauchen (Abb. 3b, c)

Allgemeine Beschreibung: fauchendes, zischendes Geräusch (‚weißes Rauschen'); stimmlos; in ähnlicher Form weit im Tierreich verbreitet (Säuger, Vögel, Reptilien, Insekten); von geringer bis mittlerer Intensität und unterschiedlicher Dauer, längere Formen mit Intensitätsschwankungen; Intensitätsflanke im Lautbeginn und -ende variabel. — Funktionszusammenhang: wie bei der Hauskatze während Droh- und Kampfverhalten (Leyhausen 1979: 252); kennzeichnet einen ungefähr ambivalenten Status des lautgebenden Tieres zwischen Angriffs- und Abwehr-/Rückzugsbereitschaft. — Struktureigenschaften: Lautdauer 0.2—0.95 s, Frequenzbereich 0.2 bis über 7 kHz, Hauptanteile unterhalb 1 kHz und von 2 bis 4 kHz, ansonsten Anteile ziemlich gleichmäßig über das gesamte Spektrum verteilt; bisweilen geringe Änderungen der Frequenzzusammensetzung im Lautverlauf, eventuell intensitätsabhängig.

Reschke (1960) gibt Fauchlaute bis zu einer Dauer von 2 s mit Hauptfrequenzanteilen von 1.2 bis 2.4 kHz an. Die relativ intensiven Anteile unterhalb 1 kHz in den für diese Untersuchung ausgewerteten Fauchlauten sind in den von ihr aufgezeichneten Lauten nicht so deutlich ausgeprägt. Das gleiche gilt für je einen Fauchlaut von Jaguar (*Panthera onca*), Ozelot (*Leopardus pardalis*) und Sandkatze (*Felis margarita scheffeli*), die Busch (1975) analysierte. Diesen Sachverhalt vermag ich nicht zu deuten.

Wemmer & Scow (1977) vertreten die Auffassung, daß das Fauchen und das Spucken der Feliden (bisher für den Karakal nicht durch Tonbandaufnahmen belegt, also keine Aussage zum exakten Lautaufbau möglich) ein Lautkontinuum bilden, da sie stufenlos ineinander übergehen und Zwischenformen nur in einem Strukturparameter, der Lautdauer, quantitativ variieren. Diese Aussage läßt die Vorgänge bei der Lauterzeugung außer acht, in denen sehr wahrscheinlich ein qualitativer Unterschied zwischen dem Fauchen und dem Spucken besteht. Vorläufige spektrographische Auswertungen der Fauchlaute und des Spuckens einiger Feliden deuten darauf hin, daß beide Lautformen sich auch hinsichtlich ihres Aufbaus unterscheiden.

Wah-wah-Laut (Abb. 3d)

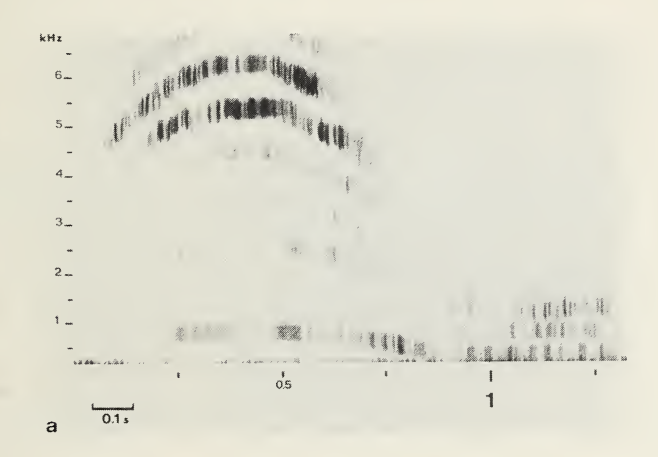
Allgemeine Beschreibung: rein geräuschhafter Kurzlaut sehr geringer bis geringer Intensität, nahezu stimmlos; meist in kurzen Serien mit ziemlich regelmäßiger Abfolge der Einzellaute; bisweilen innerhalb des Lautes wechselnde rhythmische Amplitudenmodulation; variabler tonaler Anteil; gewählte Bezeichnung ist lautmalend, wah-wah klingt ähnlich Hecheln. — Funktionszusammenhang: nicht eindeutig, Lautäußerung möglicherweise Übersprungshandlung; Auslösung bisweilen durch gleichen Laut von Artgenossen, manchmal auch als Antwort auf dessen Imitation durch menschlichen Beobachter. — Struktureigenschaften: Lautdauer 0.06—0.21 s, Frequenzbereich 0.2 bis über 7 kHz, Hauptanteile unterhalb 1.5 kHz, innerhalb der Laute vereinzelt Pulse von 0.004—0.008 s Dauer, 2—7 Laute pro Serie, Intervalle zwischen den Einzellauten in Serie 0.2—0.49 s; Frequenzanteile ziemlich gleichmäßig über das Spektrum verteilt, keine Tonhöhenveränderungen während des Lautes. Dieser Lauttyp der Feliden ist bisher nur für den Puma beschrieben (Peters 1978), kommt aber auch bei einer Reihe anderer Arten der Familie vor, worauf in der Diskussion noch näher einzugehen ist.

Mauzen juveniler Karakals

1.—3. Lebenstag (Abb. 4a, b; 5a—c)

Allgemeine Beschreibung: zwei verschiedene Lautausprägungen, für die noch nicht gesichert ist, ob sie denselben Lauttyp darstellen: 1. quärrende Rufe unterschiedlicher Dauer, Intensität und Klanghaftigkeit, meist ziemlich rauh im Klang; häufig mit Tonhöhenveränderungen und Intensitätsschwan-

kungen im Lautverlauf; vorwiegend recht lautstark. 2. kurze, hell trillernde Laute mit wechselndem geräuschhaftem Anteil; von geringer bis mittlerer Intensität; vom Höreindruck meist gleichbleibend in Tonhöhe und Intensität (trotz sehr schneller Frequenz- und Amplitudenmodulation). — Funktionszusammenhang: da keine Sicht auf die rufenden Tiere bestand, keine direkte Aussage möglich; ziemlich sicher aber wie bei anderen Feliden zur Auslösung von Fürsorgehandlungen des Muttertiers, wenn Junge hungrig, unterkühlt, aus dem Nest, eingeklemmt, usw.; nicht klar, ob beide Ausprägungen unterschiedliche Funktion haben. — Struktureigenschaften: deutliche Unterschiede zwischen den beiden Ausprägungen, erste Form wesentlich variabler im Aufbau. 1. (Abb. 4a, b; 5a, b) Lautdauer 0.74—1.8 s, Frequenzbereich 0.2 bis über 7 kHz, Hauptanteile 1.5—4.5 kHz; im Rufverlauf wech-



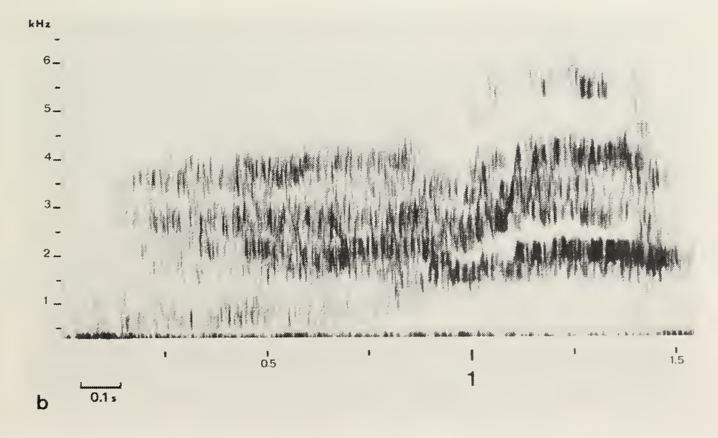


Abb. 4: Mauzen juveniler Karakals im Alter von 3 Tagen, Zoo Berlin (I).

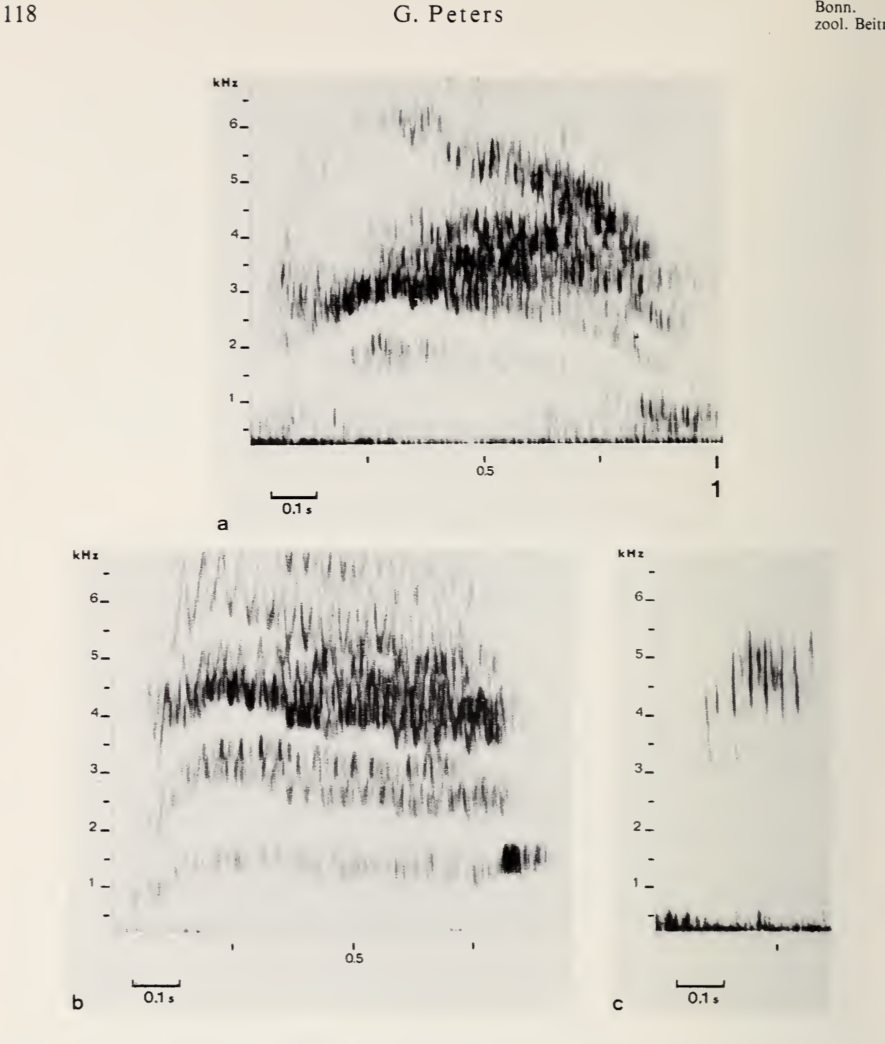


Abb. 5: Mauzen juveniler Karakals, Zoo Berlin (I). — a, b: Jungtiere im Alter von 3 Tagen; c: Jungtier, 1 Tag alt. — Bisher ist nicht gesichert, ob es sich in dem überwiegend tonalen Laut in c um denselben Typ wie in den übrigen Abbildungen handelt. Er trat ebenso wie die übrigen während des gesamten Beobachtungszeitraums auf. Rhythmische Frequenz- und Amplitudenmodulation findet sich z. B. auch im Laut 5b.

selnd deutlich harmonischer oder eher geräuschhafter Aufbau, klanghafte Anteile teilweise rhythmisch frequenzmoduliert. 2. (Abb. 5c) Lautdauer 0.16—0.29 s, Frequenzbereich 2 bis über 7 kHz, Hauptanteile 4—6 kHz; im wesentlichen klanghafter Aufbau, teilweise geräuschhaft überlagert; rhythmische Amplitudenmodulation; Frequenzmodulation mit ungefähr 32—39 pro s. Die Geräuschhaftigkeit im Lautaufbau könnte besonders gegen Ende der Laute durch den Hall beeinflußt sein.

7. Lebenswoche (Abb. 6a—d)

Allgemeine Beschreibung: kurze, hell trillernde Laute, bisweilen auch mit leicht geräuschhaftem Charakter; deutliche Frequenz- und Amplitudenmodulation; meist von gleichbleibender Intensität im Rufverlauf, Lautstärke gering bis mittel; Tonhöhenveränderung im Lautverlauf, meist zum Lautende hin abfallend. — Funktionszusammenhang: es gilt die gleiche Einschränkung wie oben; ähnlich anderen Feliden aber wahrscheinlich Stimmfühlungslaut mit Muttertier und Wurfgeschwistern im Nahbereich sowie weiterhin in Ausbildungen gesteigerter Intensität zur Auslösung von Fürsorgehandlungen des Muttertiers. — Struktureigenschaften: Lautdauer 0.16—0.26 s, Frequenzbereich 1.9 bis über 7 kHz, Hauptanteile 2—5 kHz; durchweg harmonischer Aufbau aus Grundton und erster Harmonischer, Grundton meist mit größter Intensität; Lautende eher mit geräuschhaften Anteilen (auch hier eventuell teilweise Halleffekt); Frequenzmodulationsrate 39—45 pro s, bisweilen entsprechende rhythmische Amplitudenmodulation; Umfang der Frequenzmodulation variabel, ebenso der der Tonhöhenveränderung im Lautverlauf.

Ähnlichkeiten in der Struktur (u. a. Lautdauer, Frequenzbereich, Frequenzmodulation) machen es sehr wahrscheinlich, daß sich diese Lautform von der an zweiter Stelle erwähnten Ausbildung des Mauzens der Jungtiere während der ersten Lebenstage ableitet. Im Verlauf der Ontogenese verändert sich die Frequenzzusammensetzung und besonders der Bereich der intensivsten Anteile dieses Lautes, mit fortschreitendem Alter sinken diese in den tie-

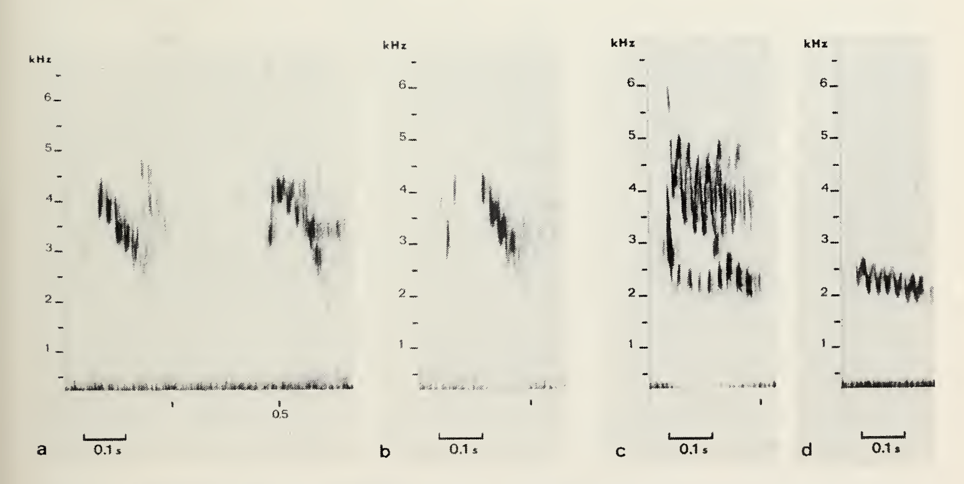


Abb. 6: Mauzen juveniler Karakals in der 7. Lebenswoche. — a, b: Wilhelma, Stuttgart (I); c, d: Zoo Rotterdam (I). — Alle von Jungtieren dieses Alters aufgezeichneten Laute besitzen einen überwiegend tonalen Aufbau und zeigen deutliche rhythmische Frequenzmodulation, meist auch eine Tonhöhenveränderung im Lautverlauf.

feren Frequenzbereich; möglicherweise ändern sich auch die Frequenz- und Amplitudenmodulation sowie die Tonhöhenbewegung im Lautverlauf. Guggisberg (1975: 66), bei dem sich der einzige Hinweis auf Lautäußerungen juveniler Karakals findet, bezieht sich ohne Zweifel auf diese Lautform, wenn er von ‚chirping, birdlike noises' der Jungtiere spricht.

Diskussion

Weitere Lautformen adulter Karakals

Die Mehrzahl der in der Literatur erwähnten Lautäußerungen des Karakal ist anhand der in dieser Veröffentlichung strukturell definierten Lauttypen eindeutig zu identifizieren. Obgleich ich es bisher selbst nicht hören konnte, ist es aufgrund der Beschreibung von Smithers (1971) wahrscheinlich, daß das Schnurren des Karakal in seinem Aufbau dem anderer Feliden entspricht (vgl. Peters 1981). Auch das Spucken des Karakal dürfte dem anderer Felidenarten weitgehend ähnlich sein.

Dagegen ist fraglich, was Stuart (1981) unter ‚different levels of "purring"' versteht, zumal er die Bezeichnung in Anführungszeichen setzt, was er bei anderen, eindeutig zu klassifizierenden Lautformen (z. B. hissing) nicht tut; entsprechendes gilt für einen ‚harsh hissing "bark"' (Stuart 1981) in agonistischen Verhaltenszusammenhängen. Trotz der Übereinstimmung der Begriffe handelt es sich bei den von Kralik (1967) erwähnten ‚peculiar barking signals' mit Sicherheit um eine andere Lautform, zumal sich diese auf Rufe beziehen, mit denen sich die Partner eines Paares verständigen, wenn man sie in benachbarten Gehegen getrennt hält. Sehr wahrscheinlich meint Kralik hier die Mauzlaute des Karakal; als kurze, rauhklingende Rufe, die gleich mit voller Intensität einsetzen und ebenso abrupt wieder abbrechen, besitzen sie für das menschliche Gehör eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Bellen von Caniden, besonders wenn mehrere Laute in schneller Abfolge ausgebildet sind. Die von Stuart (1981) als "bark" bezeichnete Lautäußerung ist vermutlich ein explosiver Abwehrlaut, möglicherweise eine Mischform. Krishne Gowda (1967) erwähnt ein ‚low groaning noise' des ♀ während der Kopulation, das ich nicht sicher einordnen kann, da ich keine Paarungen von Karakals beobachten konnte. Aufgrund des Paarungsverlaufs bei anderen Felidenarten ist es aber wahrscheinlich, daß es sich hierbei um Knurren — eventuell mit anderen Lautformen überlagert — handelt, wie es ♀ vieler Arten während der Kopula äußern.

Bei Denis (1964: 46), Guggisberg (1975: 66) und Kingdon (1977: 337) ist jeweils eine intensive Lautäußerung des Karakal erwähnt, bei der es sich wahrscheinlich in allen drei Fällen um denselben Lauttyp handelt. Die Autoren sprechen von ‚leopard-like cough' (Denis), ‚a cry not unlike that of a leopard' (Guggisberg) und von ‚loud coughing calls . . . during the mating season' (Kingdon). Da nähere Angaben zum Aufbau dieser Rufe fehlen, ist nicht ein-

deutig, worum es sich hierbei handelt. Zwar wird die strukturierte Rufserie des Leoparden (Peters 1978) in der englischsprachigen Literatur ziemlich durchgehend als ‚coughing' bezeichnet (u. a. Schaller 1972), es ist aber sehr unwahrscheinlich, daß der Karakal eine entsprechende rhythmische Rufserie besitzt, die sich regelmäßig in artspezifischer Weise aus verschiedenen Lauttypen zusammensetzt. Möglicherweise handelt es sich auch bei diesen Lauten des Karakal um Ausbildungen des oben beschriebenen Mauzens, die zu hoher Intensität gesteigert sind und dadurch vielleicht auch im Klangcharakter verändert. Da Kingdon (1977) das Auftreten dieser Lautform während der Paarungszeit erwähnt, liegt diese Deutung nahe, denn ein entsprechender Sachverhalt ist bei anderen Feliden bekannt (Peters 1978). Dann können die Rufe auch in recht regelmäßig gereihten Serien ausgebildet sein.

Vergleich der Lautgebung des Karakal mit der anderer Feliden

Ein Vergleich des Lautrepertoires des Karakal und der Struktur seiner Lautäußerungen mit denjenigen anderer Feliden erscheint trotz der Lücken im ausgewerteten Material und in der Beobachtung des Lautgebungsverhaltens dieser Art zulässig. Da einige Lautformen adulter Tiere noch nicht und die Ontogenese der Lautgebung nur unvollständig bekannt sind, sei der vorläufige Charakter der anschließenden Aussagen jedoch betont.

Die Zusammensetzung des Lautrepertoires von Karakals entspricht grundsätzlich der, wie sie auch von anderen kleinen Feliden bekannt ist (vgl. Reschke 1960, Tembrock 1970, Wemmer & Scow 1977); Karakals setzen Lautäußerungen in den gleichen Situationen als Verständigungsmittel ein wie beispielsweise Hauskatzen — allerdings mit einer Ausnahme, dem wah-wah-Laut. Diese Lautform ist nur bei wenigen anderen Feliden ausgebildet und fehlt beispielsweise allen Arten der Gattung *Felis* (sensu Ewer 1973, Leyhausen 1979). Soweit bisher bekannt, bilden *Felis*-Arten in den entsprechenden Verhaltenszusammenhängen auch keine dem wah-wah-Laut funktional äquivalente Lautäußerung aus, hier erfolgt gar keine stimmliche Äußerung. Das ursprünglich von Schwangart (1933) bei der Hauskatze beschriebene Schnattern, bei dem die schnell rhythmisch sich öffnenden und schließenden Kiefer ein Geräusch erzeugen, wird von Leyhausen (1979: 39) als Übersprungsbewegung eingeordnet, es tritt aber nicht in den für den wah-wah-Laut typischen Situationen auf. Der wah-wah-Laut wurde zwar bisher nur beim Puma beschrieben (Peters 1978), ist jedoch mit Tonbandaufnahmen für andere Felidenarten belegt, so u. a. bei der asiatischen Goldkatze (*Profelis temmincki*), der afrikanischen Goldkatze (*Profelis aurata*) (Tonkin pers. Mitt.) und dem Jaguarundi (*Herpailurus yagouaroundi*). Sehr wahrscheinlich kommt diese Lautform auch beim eurasischen Luchs (*Lynx lynx*) vor, bei wenigen anderen Arten erscheint ihre Ausbildung möglich. *Lynx lynx* besitzt außerdem auch das Schnattern, das bei juvenilen und adulten Tieren in den gleichen Verhaltenszusammenhängen wie bei der Hauskatze auftritt — ein wichtiger indirekter

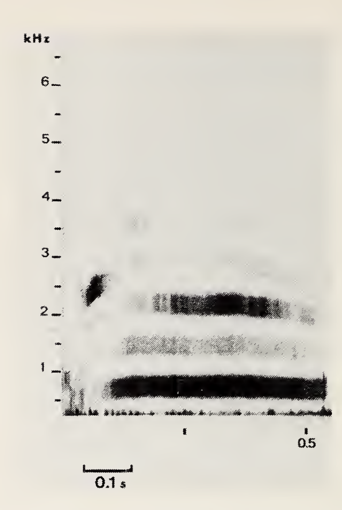


Abb. 7: Mauzen eines adulten ♀ der Hauskatze (*Felis silvestris* f. *catus*) (I). Der Unterschied zu den entsprechenden Lauten des Karakal in Abb. 1 ist deutlich.

Hinweis darauf, daß diese beiden Lautformen funktional nicht äquivalent sind.

Die deutlich ausgeprägte rhythmische Amplitudenmodulation in vielen klanghaften Mauzlauten juveniler Karakals (weniger bei adulten Tieren) und die teilweise damit koordinierte Amplitudenmodulation sind Strukturmerkmale, die sich bisher in den entsprechenden Lauten bei Arten der Gattung *Felis* nicht nachweisen ließen (Abb. 7 und 8a—c). Die Mauzlaute juveniler afrikanischer Goldkatzen besitzen einen Karakals sehr ähnlichen Aufbau (Tonkin pers. Mitt.), und auch bei jungen Jaguarundis sind entsprechende Laute bekannt. Da bisher die Lautäußerungen juveniler asiatischer Goldkatzen unbekannt sind, ist keine Aussage zur Ausbildung dieser Merkmale in ihren Mauzlauten möglich. Einen ähnlichen Lautaufbau fand ich auch in den Mauzlauten juveniler *Leopardus tigrinus*, und bei einigen anderen Arten tritt er wahrscheinlich auch auf; er ließ sich außerdem in den Mauzlauten adulter *Profelis aurata* nachweisen. Eine weitere bemerkenswerte Struktureigenschaft der Mauzer juveniler und adulter Karakals ist die im Vergleich mit entsprechenden Lautäußerungen von *Felis* intensivere Ausbildung hoher Frequenzen. Dadurch klingen die Mauzlaute junger Karakals heller als die Rufe gleichalter *Felis*, und auch das Mauzen adulter Tiere ist meist heller im Klang als beispielsweise das körperlich kleinerer Hauskatzen.

Ohne die hier vorgelegten Befunde überzubewerten, zeigen sie doch erneut, daß eine Zusammenfassung aller Feliden (mit Ausnahme der zu den Gattungen *Panthera*, *Neofelis* und *Acinonyx* zu zählenden Arten) im Genus *Felis*, wie sie neuerdings auch Corbet & Hill (1980) wieder vornehmen, nicht sinnvoll

ist. Gleiches gilt für die jüngst veröffentlichte Zusammenstellung von Honacki et al. (1982), die hiervon nur insofern abweichen, als sie die Luchse (ein-

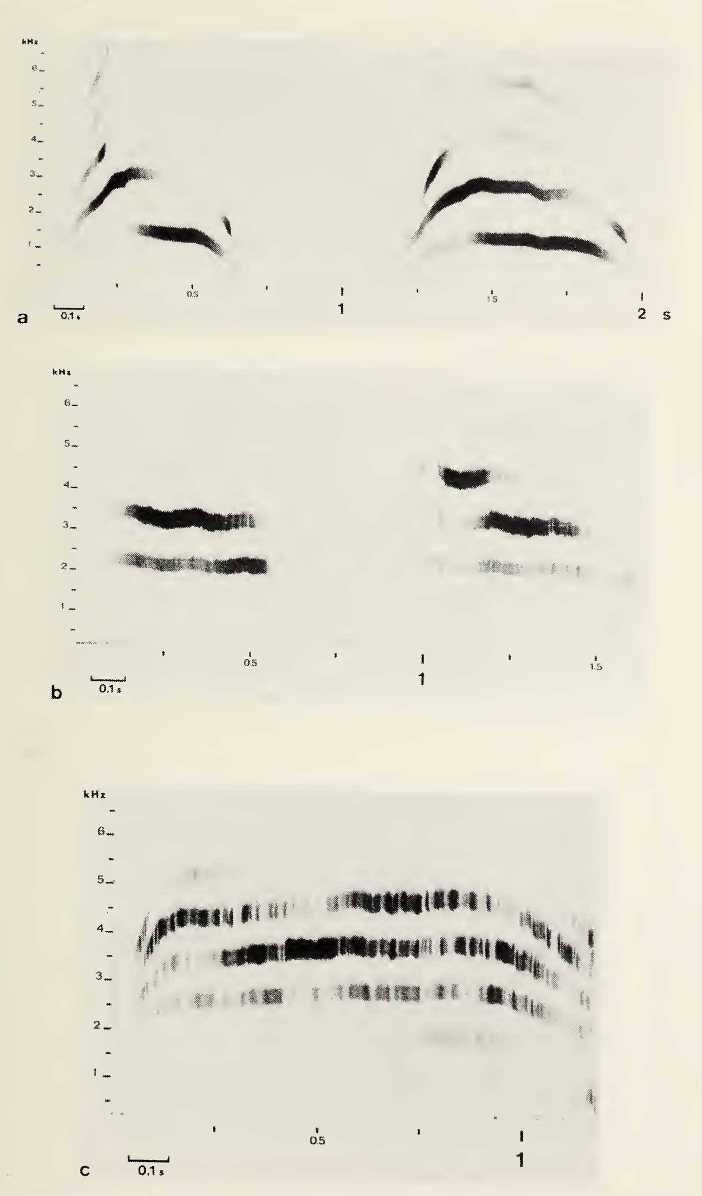


Abb. 8: Mauzlaute juveniler *Felis* (I). — a: junge Hauskatze, 1 Woche alt; b: junge Hauskatze, 3 Wochen alt; c: Jungtier von *Felis margarita scheffeli*, 6 Tage alt. — Nur der in Abb. 4a gezeigte Laut junger Karakals ist den Rufen juveniler *Felis* recht ähnlich, ansonsten bestehen erhebliche strukturelle Unterschiede.

schließlich des Karakal!) als eigenständige Gattung *Lynx* aufführen. Hierzu stellte schon Ewer (1973: 409) treffend fest ‚. . . *Felis* . . . certainly is a heterogeneous assemblage of species by no means equally closely related to each other. The attempt to circumvent the difficulty by a welter of subgenera does not appeal to me as a satisfactory solution either.' Eine engere Beziehung des Karakal zu Arten des Genus *Felis* (sensu stricto) wie etwa *Felis silvestris* oder *Felis margarita* besteht nicht, auch ist eine von Heptner & Sludskij (1980) vermutete Zwischenstellung zwischen *Felis* und *Lynx* wenig wahrscheinlich. Werdelin (1981) vertritt aufgrund von Untersuchungen an rezenten und fossilen Schädeln die Auffassung, daß der Karakal deutlich vom Genus *Lynx* zu trennen und in eine eigene Gattung zu stellen ist.

Mehrere voneinander unabhängige Merkmale der Lautgebung des Karakal deuten auf eine Beziehung zur Gattung *Profelis*, den Goldkatzen; Leyhausen (1973, 1979) faßt ihn sogar als zu diesem Genus gehörig auf, in das er auch den Puma eingliedert. Hemmer (1978) sieht diese Auffassung als unbegründet an und verweist darauf, daß Ähnlichkeiten des Karakal im Schädelbau mit Puma und Goldkatzen plesiomorphe Merkmale betreffen. Vielmehr weisen seiner Ansicht nach Übereinstimmungen im Zungenaufbau (Sonntag 1923), in der relativen Dauer der Tragzeit (Hemmer 1976) und besonders im Chromosomen-Bandenmuster (Wurster-Hill 1973, Wurster-Hill & Gray 1973) auf Beziehungen zu den Arten des Genus *Felis* (sensu stricto) sowie der Gattung *Lynx*.

Diese sich widersprechenden Befunde lassen sich gegenwärtig nicht so interpretieren, daß man zu einer eindeutigen, gesicherten Aussage über die systematische Stellung des Karakal gelangen könnte. Es erscheint aber angebracht, hierbei in größerem Maße als bisher Merkmale des Verhaltens zu berücksichtigen (Rosevear 1974: 380f.); Lautäußerungen als genetisch fixierten, arttypischen Verhaltensmerkmalen kommt dabei eine wesentliche Bedeutung zu.

Abschließend noch eine Bemerkung zu den in einigen Strukturmerkmalen des Gurrens nachgewiesenen signifikanten Unterschieden zwischen einigen Individuen (in anderen Struktureigenschaften scheinen solche im Mauzen möglich): eine experimentelle Prüfung, ob die Tiere diese Merkmale wirklich zum gegenseitigen individuellen Erkennen nutzen, erscheint kaum durchführbar. Die Entstehung dieser strukturellen Unterschiede ist weder im Bezug auf den Vorgang der Lautartikulation noch hinsichtlich ihres stammesgeschichtlichen Anpassungswerts klar — falls ein solcher überhaupt existiert; denn dieses Phänomen könnte einfach auf Unterschieden in den Abmessungen des lautbildenden und -ausformenden Apparats bei den einzelnen Tieren beruhen, ohne daß es in der Verständigung genutzt werden müßte. Sollten Karakals (und weitere Felidenarten, wie vorher erwähnt) die Strukturunterschiede im Gurren jedoch in der genannten Weise nutzen können, so würde dies ein sehr feines zeitliches Auflösungsvermögen des Gehörs und der nachgeschalteten verarbeitenden Zentren dieser Arten bedeuten.

Danksagung

Die in dieser Untersuchung ausgewerteten Tonbandaufnahmen entstanden in den Zoos von Berlin, Duisburg, Rotterdam und Stuttgart. Den Direktionen dieser Zoos sowie den jeweiligen Raubtierpflegern möchte ich für die Unterstützung meiner Arbeit danken, ebenso den vielen anderen europäischen Zoos, in denen ich Feliden beobachten konnte. Eine breite Kenntnis der Lautgebung der Feliden erlangte ich am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Arbeitsgruppe Wuppertal, wo ich besonders Herrn Prof. Dr. P. Leyhausen und Frau B.A. Tonkin wesentliche Anregungen verdanke. Meinem Kollegen Dr. R. Hutterer danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Zusammenfassung

Eine vorläufige lautspektrographische Analyse der Lautgebung juveniler und adulter Karakals zeigt, daß das Lautrepertoire dieser Art im wesentlichen dem anderer kleiner Feliden entspricht, daneben aber auch spezifische Ausbildungen aufweist: Karakals haben einen wah-wah-Laut, und die Mauzlaute juveniler (und adulter) Tiere zeigen eine charakteristische Frequenz- und Amplitudenmodulation. Diese Merkmale finden sich nur bei einer relativ kleinen Anzahl anderer Felidenarten und unterscheiden den Karakal deutlich von den Arten des Genus *Felis* (sensu stricto); Eigenheiten der Lautgebung stellen ihn dagegen in die Nähe der Gattung *Profelis*, der Goldkatzen. Im Aufbau einer Lautform treten signifikante individuelle Unterschiede auf, bei einer weiteren sind sie in anderen Strukturmerkmalen wahrscheinlich.

Summary

A preliminary report on the vocal repertoire of the caracal, *Caracal caracal* (Schreber, 1776)

Based on observations and tape recordings of vocalization in captive caracals a preliminary study of the species' vocal repertoire is presented. Sound spectrographic analysis established several vocal forms belonging to the 'basic' felid repertoire: miaowing, gurgling, hissing, growling. Another vocalization of the caracal, the wah-wah call, is only known in a few other felid species. Caracals have more basic felid vocal forms than presented here which could not yet be recorded on tape (e.g. spitting, purring), and there may be vocalizations peculiar to this species not observed in this study. In juveniles only their equivalents of adult miaowing were recorded but they have more vocal types, including a fully developed repertoire of agonistic vocalizations.

A comparison of the caracal's vocalization with that of other felids reveals some marked differences from the structure of juvenile and adult miaowing in species of the genus *Felis* (sensu stricto). Moreover, the wah-wah call is not known in any *Felis* species. There are structural similarities to vocalizations of the golden cats, genus *Profelis*. Significant individual-specific differences exist in some structural characteristics of gurgles of *Caracal*. It is, however, not known whether caracals actually use these for individual recognition.

Literatur

Ansell, W.F.H. (1978): The mammals of Zambia. — The National Parks & Wildlife Service, Chilanga.

Brehm, A. (1915): Brehms Tierleben. Allgemeine Kunde des Tierreichs. (Neubearb. von L. Heck & M. Hilzheimer). 12. Bd. Die Säugetiere. 3. Bd. — Bibliographisches Institut, Leipzig & Wien.

Busch, H. (1975): Analyse von Abwehr-Zischgeräuschen verschiedener Tierarten. — Staatsexamensarbeit, Zool. Inst. Univ. Köln (unveröffentlicht).

Corbet, G.B., & J.E. Hill (1980): A world list of mammalian species. — British Museum (Natural History), London.

Denis, A. (1964): Cats of the world. — Constable, London.

Ehret, G. (1980): Development of sound communication in mammals. — In: Rosenblatt, J.S., R.A. Hinde, C. Beer & M.-C. Busnel (Eds.): Advances in the study of behavior, Vol. 11, 179—225. — Academic Press, London & New York.

Ewer, R.F. (1973): The carnivores. — Weidenfeld & Nicolson, London.

Guggisberg, C.A.W. (1975): Wild cats of the world. — David & Charles, Newton Abbot & London.

Härtel, R. (1975): Zur Struktur und Funktion akustischer Signale im Pflegesystem der Hauskatze (*Felis catus* L.). — Biol. Zbl. 94: 187—204.

Harrison, D.L. (1968): The mammals of Arabia. Vol. 2. — Benn, London.

Hemmer, H. (1976): Gestation period and postnatal development in felids. — In: Eaton, R.L. (Ed.): The world's cats, Vol. 3, 143—165. — Carnivore Research Institute, Seattle.

— (1978): The evolutionary systematics of living Felidae: present status and current problems. — Carnivore 1: 71—79.

Heptner, V.G., & A.A. Sludskij (1980): Die Säugetiere der Sowjetunion. Bd. 3: Raubtiere (Feloidea). — Fischer, Jena.

Honacki, J.H., K.E. Kinman & J.W. Koeppl (Eds.) (1982): Mammal species of the world. — Association of Systematic Collections, Lawrence.

Hulley, J.F. (1976): Maintenance and breeding of captive jaguarundis (*Felis yagouaroundi*) at Chester Zoo and Toronto. — Int. Zoo Yb. 16: 120—122.

Kingdon, J. (1977): East African mammals: an atlas of evolution in Africa. Vol. 3 A. — Academic Press, London & New York.

Klingholz, F., & H. Meynhardt (1979): Lautinventare der Säugetiere — diskret oder kontinuierlich? — Z. Tierpsychol. 50: 250—264.

Kralik, I. (1967): Breeding the caracal lynx *Felis caracal* at Brno Zoo. — Int. Zoo Yb. 7: 152.

Krishne Gowda, C.D. (1967): A note on the birth of caracal lynx *Felis caracal* at Mysore Zoo. — Int. Zoo Yb. 7: 133.

Leyhausen, P. (1973): Verhaltensstudien an Katzen. — Z. Tierpsychol., Beiheft 2, 3. Aufl.: 1—232.

— (1979): Katzen, eine Verhaltenskunde. — Parey, Berlin & Hamburg.

Osborn, D.J., & I. Helmy (1980): The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). — Fieldiana Zool., n.s. 5: I—XIX, 1—579.

Peters, G. (1978): Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung einiger Feliden (Mammalia, Felidae). — Spixiana, Suppl. 1: 1—206.

— (1981): Das Schnurren der Katzen (Felidae). — Säugetierk. Mitt. 29: 30—37.

Rautenbach, I.L., D.A. Schlitter & G. de Graaff (1979): Notes on the mammal fauna of the Augrabies Falls National Park and surrounding areas, with special reference to regional zoogeographical implications. — Koedoe 22: 157—175.

Reschke, B. (1960): Untersuchungen zur Lautgebung der Feliden. — Diplomarbeit, Zool. Inst. Humboldt-Univ. Berlin (unveröffentlicht).

Schaller, G.B. (1972): The Serengeti lion — a study of predator—prey relations. — Chicago University Press, Chicago & London.

Schwangart, F. (1933): Hund und Katze. Anregung und Beitrag zur vergleichenden Heimtierforschung. — Z. Hundeforsch. 3: 65—101.

Scoville, R., & G. Gottlieb (1978): The calculation of repetition rate in avian vocalizations. — Anim. Behav. 26: 962—963.

Smithers, R.H.N. (1971): The mammals of Botswana. — Trustees of National Museums of Rhodesia, Salisbury.

Sonntag, C.F. (1923): The comparative anatomy of the tongues of the Mammalia. VIII. Carnivora. — Proc. zool. Soc. Lond. 1923: 129—153.

Stuart, C.T. (1981): Notes on the mammalian carnivores of the Cape Province, South Africa. — Bontebok 1981, 1: 1—58.

Tembrock, G. (1963): Acoustic behaviour of mammals. — In: Busnel, R.-G. (Ed.): Acoustic behaviour of animals, 751—786. — Elsevier, Amsterdam, London & New York.

— (1970): Bioakustische Untersuchungen an Säugetieren des Berliner Tierparkes. — Milu 3: 78—96.

Wemmer, C., & K. Seok (1977): Communication in the Felidae with emphasis on scent marking and contact patterns. — In: Sebeok, T.A. (Ed.): How animals communicate, 749—766. — Indiana University Press, Bloomington & London.

Werdelin, L. (1981): The evolution of lynxes. — Ann. zool. fenn. 18: 37—71.

Wurster-Hill, D.H. (1973): Chromosomes of eight species from five families of Carnivora. — J. Mammal. 54: 753—760.

— & W. Gray (1973): Giemsa banding patterns in the chromosomes of twelve species of cats (Felidae). — Cytogenet. Cell Genet. 12: 377—397.

Anschrift des Verfassers: Dr. Gustav Peters, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.